Untersuchungen zu Artrecht, Verbreitung und Systematik von Lasiommata paramegaera (HÜBNER, 1824) und Lasiommata megera (LINNAEUS, 1758)

(Lepidoptera, Satyridae)

Von Josef J. DE FREINA

Abstract

This paper deals with Lasionmata megera (LINNAEUS, 1758) and L. paramegaera (HÜBNER, 1824), which is proved to be a species. Androconium and the genitalia of both sexes of L. megera (by consideration of North African, European and Near Eastern populations) and L. paramegaera are figured. They offer some differences on the subspecific level. Pararge megaera tigelius BONELLI, 1826 is considered a synonym of L. paramegaera, Pararge megaera intermedia REBEL, 1926 from Balearic Islands is proved subspecies of L. paramegaera: Lasionmata paramegaera intermedia (REBEL, 1926) comb. n.

Einleitung

Über die Klassifikation des Taxon Papilio paramegaera Hübner, 1824 herrscht bei Autoren eine recht unterschiedliche Auffassung. Hübner trennt die korsischen und sardischen Papilio megaera Esper, 1777 als eigenständige Species ab. Bonelli faßt dieselben 1827 als "Varietät" von megaera auf und beschreibt in Unkenntnis der Hübnerschen Arbeit das Synonym Pararge megaera tigelius.

Zwischenzeitlich erfuhr das Taxon paramegaera Hbn. von der Einschätzuzng als Modifikation bis hin zur Wertung als Subspecies unterschiedliche taxonomische Interpretation (Verity 1953, Higgins 1975, Higgins & Riley 1970). De Lesse (1952) und Bretherton (1977) führen paramegaera als Art.

Erst Kudrna (1977) untermauert anhand morphologischer Untersuchungen der männlichen Genital- und Androkoniumstruktur das Artrecht von *paramegaera*. Leraut (1980: 125) ignoriert die Untersuchungsergebnisse Kudrnas und behandelt *paramegaera* wieder als Unterart. In einer Arbeit von 1986 (pp. 165, 207, 238) stellt Kudrna *paramegaera* in die Synonymie zu *tigelius* Bon., da er von beiden Taxa letzteres für prioritätsberechtigt hält, was jedoch nicht zutrifft.

1. Zur Artberechtigung von Lasiommata paramegaera (HBN.)

1.1 Habituelle Trennungsmerkmale zwischen L. megera (L.) und L. paramegaera (HBN.)

Beide Taxa unterscheiden sich in allen Generationen äußerlich deutlich. Die für das jeweilige Taxon charakteristische Zeichnungsanlage und Färbung treten weitgehend konstant auf.

	megera L.	paramegaera HBN.
Grundfarbe	gelb ockerbraun	orangebraun
Flügel- und Körpergröße	Individuen der Festlandspopulationen deutlich größer als <i>paramegaera</i> -Tiere. Sizilianische <i>megera</i> in der Regel kleiner, aber doch wesentlich größer als <i>para-</i> <i>megaera</i>	wesentlich kleiner als <i>megera-</i> Tiere mit Ausnahme solcher aus Sizilien
Flügelform	gestreckter, Vorderflügel mit deutlichem Apex	die etwas weniger gestreckte Flügelform und der schwächer ausgeprägte Vorder- flügel-Apex geben der Art eine mehr quadratische Form
VflglZeichnung	Gitterzeichnung ausgedehnter, vor allem im Postdiskalbereich	Gitterzeichnung im wesentlichen reduziert, in Zellen 5 und 7 häufig zusätzliche Augenflecke vorhanden; Androkonienfeld meist schmäler, Submarginale mit deutlichen, hellen Monden
HflglZeichnung	ockerbraune Felder stark reduziert, Diskalbereich durch braunes Mittel- band getrennt. Unterseitig Saum in ziemlicher Breite braun mit nur an- deutungsweise vorhandenen hellen Monden	klar in ein dunkles Basalfeld und ein bis auf die Augenflecken zeichnungsloses orangebraunes Außenfeld zweigeteilt; der braune Saum schmäler, dafür jedoch mit deutlichen Monden ausgestattet. Unterseitig läßt die reduzierte Binden- zeichnung die Tiere heller erscheinen
Fühler	mit markanter weißer Segment- beringung	die weiße Beringung weniger deutlich ausgeprägt

1.2 Genitalmorphologische Trennungsmerkmale zwischen *L. megera* (L.) und *L. paramegaera* (Hbn.)

Die genitalmorphologischen Untersuchungen widerlegten die immer noch verbreitete Meinung, die allopatrische paramegaera sei lediglich Unterart. Die von Kudrna (1977: 292, Abb. 1, 2) erarbeiteten Artmerkmale im männlichen Geschlecht werden bestätigt. Noch auffallender unterscheiden sich jedoch die weiblichen Geschlechtsapparate beider Taxa (siehe Tabelle rechts).

1.3 Die Form des Androkoniums von L. megera und L. paramegaera (Abb. 3).

Das paramegaera-Androkonium unterscheidet sich konstant vom Androkonium der *L. megera*. Es ist gut um ¹/₄ länger, dafür schlanker, die Basis schmäler. Der Endpinsel ist weniger buschig bewimpert.

Bau des Kopulationsapparates

0+ 0+

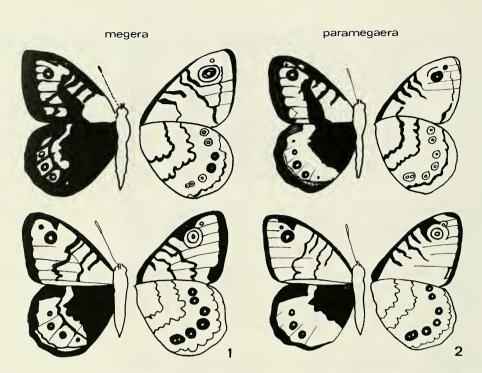


Abb. 1–2. Vergleichende Darstellung der typischen Flügelzeichnung (Ober- und Unterseite): 1 Lasiommata megera (Mitteleuropa, 1. Gen.); 2 L. paramegaera (Sardinien, 1. Gen.). Oben $\circlearrowleft \circlearrowleft$, unten $\circlearrowleft \circlearrowleft$.

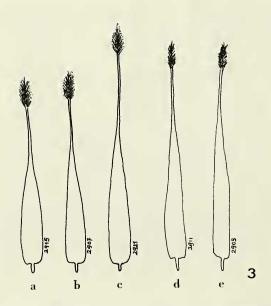


Abb. 3. Androkonium: a) megera australis, Sizilien; b) megera megera, Spanien, Jaen; c) megera lyssa, N-Iran, Elbursgebirge; d) paramegaera intermedia, Ibiza; e) paramegaera paramegaera, Korsika.

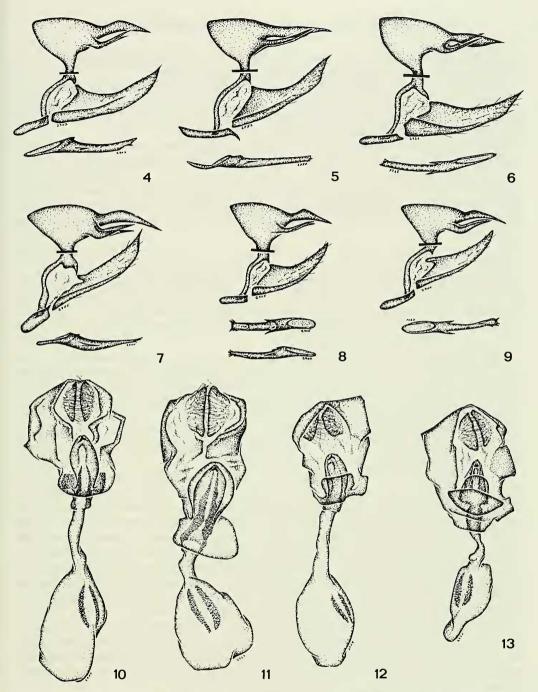


Abb. 4–13. Vergleichende Darstellung der Genitalarmatur von L. megera und L. paramegaera (oʻ lateral, Q ventral): oʻoʻ: 4 megera megera, Spanien, Jaen (Gen. Präp. 2907); 5 megera lyssa, Jugoslawien, Dalmatien, Zara (Gen. Präp. 2957); 6 megera lyssa, N-Iran, Elbursgebirge (Gen. Präp. 2921); 7 megera australis, Sizilien (Gen. Präp. 2915); 8 paramegaera paramegaera, Korsika (Gen. Präp. 2905); 9 paramegaera intermedia, Balearen, Ibiza (Gen. Präp. 2911). QQ: 10 megera megera, Marokko, Mittlerer Atlas (Gen. Präp. 2910); 11 megera lyssa, N-Iran, Elbursgebirge (Gen. Präp. 2923); 12 megera australis, Sizilien (Gen. Präp. 2918); 13 paramegaera paramegaera, Sardinien (Gen. Präp. 2901). (Alle Präparate in Museum WITT, München.)

2. Habituelle und morphologische Variabilität bei L. paramegaera (HBN.)

Trotz Inselendemismus bilden die paramegaera-Populationen Korsikas und Sardiniens mit Caprera eine Einheit und sind als Nominatunterart dieser Art zu taxieren.

In wieweit die isolierten Populationen des Toskanischen Archipels (Inseln Capraia und Montecristo) zur Nominatunterart zu stellen sind, werden weitere Untersuchungen zeigen. Raineri (1985) listet die Art erstmals für die Insel Montecristo auf, Biermann (1990) bestätigt diese Zuordnung. Verity (1953) und Bretherton (1966) erwähnen die Art erstmals für Capraia.

Dagegen erweisen sich die Populationen von Elba und Ponza (Kudrna, mündl. Mitteilung) sowie

Giglio (BIERMANN & HESCH 1982) zumindest habituell eindeutig als zu megera gehörig.

Die Populationen von Ibiza und Mallorca weisen genitalmorphologisch und in der Form des Androkoniums starke Übereinstimmung mit paramegaera auf. Aber auch starke habituelle Affinität zu dieser bestätigt die enge Verwandtschaft zu paramegaera, weshalb die als Unterart von megera beschriebene intermedia neu kombiniert wird: Lasiommata paramegaera intermedia (Rebel, 1926) comb. n.

Dieses Taxon läßt habituell noch deutliche Merkmale von *L. megera* erkennen, wenn es letztlich doch *paramegaera* mehr gleicht. Die Unterart läßt sich wie folgt charakterisieren:

Grundfarbe der Männchen weniger orangebraun als bei paramegaera, eher ockerbraun wie megera, die Weibchen zeigen hell ockerbraune Färbung. Vorderflügel-Apex im Vergleich zu megera gerundeter, die Form beider Flügelpaare jedoch insgesamt gestreckter als bei paramegaera.

In der Größe gleicht *intermedia* großen *paramegaera*, ist aber deutlich kleiner als *megera* vom Festland, auch kleiner als sizilianische Individuen.

Flügelzeichnung der männlichen Vorderflügel beidseitig megera-ähnlich, Hinterflügel jedoch durch klares, breites Außenfeld bei schmalem Saum paramegaera gleich. Auch die Begrenzungslinie des dunklen Basalfeldes hin zum Mittelfeld ist in ihrem Verlauf gleich jener von paramegaera, ebenso die Unterseite der Hinterflügel, die in Kolorit und Zeichnung nicht von paramegaera verschieden ist.

Die Genitalmorphologie von paramegaera intermedia RBL. (Abb. 9):

Tegumen eckig, Tegumendach langgezogen. Uncus mit markantem Höcker, Gnathen wie für paramegaera typisch kurz. Valven bis auf die weniger deutliche Sichelform gleich jener sardischer bzw. korsischer Tiere; dies gilt auch für die Form des Penis.

Das Androkonium der balearischen *intermedia* ist mit dem der Nominatunterart identisch. Auffällig ist die unterschiedliche, geographisch nicht korrelierbare Breite des Androkonienfeldes. So zeigen manche Exemplare derselben Fortpflanzungsgemeinschaft ein gegenüber ihren männlichen Artgenossen bis zu doppelter Breite ausgebildetes Androkonienfeld. Da dieses Phänomen auch bei *megera* auftritt, kann in der Breite des Androkonienfeldes kein brauchbares taxonomisches Kriterium gesehen werden. Meist zeigen jedoch Exemplare der Frühjahrsgeneration verbreitertes Androkonienfeld.

Aus zoogeographischer Sicht spricht nichts gegen eine Zusammenlegung der Taxa paramegaera und intermedia auf Artniveau. Beispiele für den tyrrheno-balearischen Verbreitungstypus (oftmals auch als betariffäner Verbreitungstypus bezeichnet) sind in der lepidopterologischen Forschung allerdings ungleich seltener als im coleopterologischen Bereich.

Selbstverständlich wird der Status der als Unterarten beschriebenen Taxa häufig kontrovers beurteilt. Die Zusammenfassung allopatrischer Taxa zu einer biologischen Art ist nach Mayr (1967) jedoch durchaus vertretbar. Ob das Taxon intermedia nur aufgrund seiner geographischen Isolation als eigene Art geführt werden soll, bleibt zu diskutieren. Die mit paramegaera nahezu identische Genitalund Androkoniumstruktur sprechen aber für den Status als Unterart.

3. Habituelle und morphologische Variabilität bei L. megera (L.)

Bei Lasiommata megera handelt es sich nicht nur um eine Art mit breiter ökologischer Valenz, sie ist als Reaktion auf diese Eigenschaft auch morphologisch sehr variabel.

Die Untersuchungen zeigen eine lange verkannte, geographisch korrelierbare Variabilität des megera-Genitals (die habituelle Variabilität von megera ist ja bereits durch die Beschreibung zahlreicher Taxa übergebührend dokumentiert), so daß zur Klärung dieses Phänomens Serienuntersuchungen notwendig waren. Mit Ausnahme von Tieren aus der Cyrenaica liegen aus dem gesamten Verbreitungsraum der Art Untersuchungsergebnisse vor (Maghreb 3 \circlearrowleft 0 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 1. Berische Halbinsel 2 \circlearrowleft 0 \circlearrowleft 3 \circlearrowleft 9 \circlearrowright Mitteleuropa 6 \circlearrowleft 0 1 \circlearrowleft 0 0 0 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 0 1 \circlearrowleft 1 \hookrightarrow 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 1 \circlearrowleft 1 \hookrightarrow 1 \hookrightarrow

Für megera zeichnen sich aus genitalmorphologischer Sicht drei Rassenkreise ab, die als geographische Unterarten zu definieren sind. Neben einem westlichen (atlantomediterran bzw. west- bis mitteleuropäisch; Nominatform) und einem östlichen (osteuropäisch bzw. balkanopontisch) Rassenkreis ist noch ein sizilianischer Komplex vorhanden. Alle drei Rassenkreise sind im übrigen bereits nomenklatorisch erfaßt.

Die östlichen megera zeigen im männlichen Genital (Abb. 5, 6) gegenüber der westlichen Nominatunterart bei gleichgeformtem Tegumen einen nicht gekrümmten Uncus, dem ein Höcker fehlt. Dafür ist der Uncus in der Mitte massiv verdickt, die Länge des Uncus und des Tegumens sind gleich. Die Gnathen sind an der Basis schmäler, meist auch länger und nicht so deutlich nach oben gebogen. Die Valve ist deutlich breiter, die Valvenunterkante ist in der Mitte deutlich eingedellt, die Valvenspitze verjüngt sich wesentlich rascher. Der Penis ist mit dem der Nominatunterart identisch.

Bei der sizilianischen Unterart sind die Unterschiede zur Nominatunterart im männlichen Geschlecht eher gering (Abb. 7): Tegumen weniger gekrümmt, Valven an der Basis schlanker, Penis geringfügig kürzer und mit schlankerem Aedoeagus.

Bei den Weibchen sind die Abweichungen der Genitalstruktur zwischen den drei Rassenkreisen augenfälliger. Die balkanopontischen Tiere zeigen eine auffällig groß entwickelte Lanina antevaginalis, die deutlich massiver vorhanden ist als bei Weibchen der westlichen megera-Populationen (Abb. 11). Dabei zeigt die Größenausbildung der L. antevaginalis klinale Tendenz: Je weiter östlich eine Population angesiedelt ist, desto größer ist die L. antevaginalis entwickelt. Auch der Zahn an deren Spitze variiert, er nimmt jedoch nach Osten hin an Größe bis zur völligen Reduktion ab, bei osttürkischen und persischen Weibchen fehlt er dann völlig.

Es fällt auf, daß bei östlichen Populationen die unterseitigen Leisten stärker und länger ausgebildet sind, so daß sie bis in den Spitzenbereich reichen. Die Lamina postvaginalis ist wie bei den Weibchen der Nominatunterart nicht ausgebildet. Dafür ist der Ductus bursae in der oberen Hälfte viel stärker sklerotisiert. Die Signa sind bei Ostpopulationen länger geformt.

Was sizilianische Weibchen angeht, so ist bei ihnen analog den Männchen durch geringere Körpergröße auch der Genitalapparat insgesamt zierlicher und kleiner. Es zeigen sich Abweichungen von den beiden vorher behandelten Rassenkreisen, die den Unterart-Status dieser Insel-megera herausstellen (Abb. 12). So ist bei ihnen die L. antevaginalis weitaus geringer entwickelt als vergleichsweise bei den Westpopulationen, die Lappenform ist kleiner, schlanker und zungenförmig, die Spitze ist mit einem feinen Zahn besetzt; die unterseitigen Leisten, weniger kräftig ausgebildet, sind deutlich kürzer. Die Sklerotisierung des Ductus bursae, Bursa copulatrix und die Signa entsprechen jenen der Westpopulationen.

Variabilität zeigt sich aber auch im Bau der männlichen Duftschuppen. Bei *megera* weisen die westlichen zu den östlichen Populationen unterschiedliche Androkonienlänge auf. Bei Männchen aus dem Osten (Türkei, Nordpersien) ist das Androkonium um mindestens ¹/₄ länger als bei zentral- bzw. westeuropäischen Stämmen (Abb. 3c). Dieses Merkmal zeigt allerdings klinale Tendenz, da osteuro-

päische Individuen noch weitgehend Androkonien besitzen, die kaum länger sind als die mitteleuropäischer megera.

Die Androkonienform sizilianischer Männchen ist mit jener der mittel- bzw. westeuropäischen

Vertreter identisch.

4. Systematik und Nomenklatur von Lasiommata megera (L.) und L. paramegaera (Hbn.)

Um zur Klärung der durch zahlreiche Namensgebungen etwas verworrenen Systematik beizutragen, wird folgende Klassifikation für *megera* und *paramegera* vorgeschlagen:

Lasiommata Westwood, 1841; In Humphreys & Westwood, Brit. Butt. Transformations [ed. 1]: 165. Lasiommata megera (Linnaeus, 1767;

Papilio megera Linnaeus, 1767; Syst. Nat., ed. XII: 771.

I. Die atlantomediterrane – west- bzw. zentraleuropäische megera-Gruppe:

Lasiommata megera megera (Linnaeus, 1767) loc. typ. Mitteleuropa (Österreich und Dänemark).

Syn. megaera ESPER, 1777

xiphia Boisduval, 1832

megoera MAILLARD, 1878

depulverata Fruhstorfer, 1909 loc. typ. Nordafrika, Algerische Küste, Philippeville.

alticola VERITY, 1911 loc. typ. Apennin, Alpes Maritimes.

caledonia VERITY, 1911 loc. typ. Nord-Schottland.

pseudoadrasta STAUDER, 1922 loc. typ. Südalgerien.

pseudoaustralis VERITY, 1922 loc. typ. Italien.

vividior VERITY, 1923 loc. typ. Norditalien, Spanien.

vividissima VERITY, 1923 loc. typ. Nordafrika, Südspanien.

Nicht bewertet werden konnte das Taxon festai Turati, 1925, das nach Tieren aus Nordafrika, Cyrenaica beschrieben wurde. Vermutlich stellt dieses Taxon jedoch nur ein weiteres Synonym zu depulverata Frhst. bzw. megera L. dar.

II. Die osteuropäisch-pontische lyssa-Gruppe:

Lasiommata megera lyssa (Hübner, 1829) loc. typ. Balkan, Kleinasien. (Samml. Eur. Schmett. 1: fig. 914-917).

Syn. transcaspica STAUDINGER-REBEL, 1901 loc. typ. Nordiran, Transkaspien. emilyssa VERITY, 1919 loc. typ. Balkan. iranica RILEY, 1921 loc. typ. Mesopotamien, Nordwestiran.

III. Die sizilianische australis-Gruppe:

Lasiommata megera australis (Zeller, 1847) loc. typ. Sizilien (Isis 31: 10).

Lasiommata paramegaera (Hübner,[1824]);

Papilio paramegaera Hübner, [1824]; Samml. Eur. Schmett. 1: 842-844, pl. 170.

I. Die tyrrhenische paramegaera-Gruppe:

Lasionmata paramegaera paramegaera (Hübner, [1824]) loc. typ. Korsika und Sardinien.

Svn. tigelius BONELLI, 1826

tigellius FONTAINE, 1907 falsche sekundäre Schreibweise. tigellina VERITY, 1922 Generationenbezeichnung für 1. Gen.

GAEDE (1931) in STRAND (Lep. Cat. pars 43, Satyridae 1) gibt als Publikationsdatum für paramegaera fälschlich das Jahr 1827 an. Recherchen der Hübnerschen Publikationsdaten ergeben, daß die Veröffentlichung dieses Taxon bereits innerhalb des Zeitraums vom 23. Dezember 1923 bis 23. Dezember 1924 erfolgte. Daraus leitet sich die Priorität von paramegaera gegenüber tigelius Bonelli, 1826 ab.

II. Die balearische intermedia-Gruppe:

Lasiommata paramegaera intermedia (Rebel, 1926) comb. n.; loc. typ. Mallorca (Dt. ent. Z. Iris 40: 139)

Muschamp beschrieb das Taxon "Pararge megaera var. tigelius ab. intermedia Muschamp, 1904" (Entom. Rec. 16: 221-222). Die Beschreibung ist jedoch als quadrinominal nicht verfügbar. Erst REBEL machte den Namen Pararge megaera intermedia, als Unterart eingeführt, gültig.

Danksagung

Herrn B. AUSSEM, Großhelfendorf, danke ich für die Anfertigung von Präparaten und Genitalzeichnungen sowie für fachliche Diskussion. Herrn T. WITT, München, gilt mein Dank für die Überlassung von Vergleichsmaterial.

Literatur

BIERMANN, H., HESCH, F. J. 1982: Beitrag zur Tagfalterfauna (Lepid. Rhopal. u. Hesp.) von Elba, Capraia und Giglio (Italien). - Nachr. ent. Ver. Apollo Fft., N. F. 3 (2), 25-50.

BIERMANN, H. 1990: Beitrag zur Schmetterlingsfauna der Insel Montecristo im Toskanischen Archipel (Lepidoptera). - Nachr. ent. Ver. Apollo Fft., N. F. 11(3), 179-184.

Bretherton, R. F. 1966: A distribution list of butterflies (Rhopalocera) of Western and Southern Europe. - Trans. Soc. Br. Ent. 17(1), 1-94.

GAEDE, M. 1931: Pars 43, Satyridae 1. In: Strand, E., Lepidopterorum Catalogus. - W. Junk, Berlin.

HIGGINS, L. G. 1975: The classification of European Butterflies. - Collins, London.

HIGGINS, L. G., RILEY, N. D. 1976: A field guide to the butterflies of Britain and Europe. - London.

KUDRNA, O. 1977: On the status of Lasiommata paramegaera (HUBNER) (Lep., Nymphalidae). – Atalanta, Würzb. 8(4), 290-293.

LERAUT, P. 1980: Liste systématique et synonymique des Lépidoptères de France, Belgique et Corse. - Paris, Suppl. zu Alexanor/Bull. Soc. ent. Fr.

LESSE, H. DE 1952: Revision des anciens genre Pararge (s. l.) et Maniola. – Annls. Soc. ent. Fr. 121, 61-76.

MAYR, E. 1967: Artbegriff und Evolution. - Parey, Hamburg-Berlin.

MUSCHAMP, P. A. 1904: Majorca - eight days' entomology. Two new butterflies abberrations. - Ent. Rec. J. Var. 16, 221-223.

REBEL, H. 1926: Lepidopteren von den Balearen. – Dt. ent. Z. Iris 40, 135–146.

RAINERI, V. 1986: Materiali per una Fauna dell' Arcipelago Toscano. XXVII: I Lepidotteri dell Isola di Montecristo. – Doriana, Suppl. zu Annali Mus. civ. Stor. nat. "Giacomo Doria", Genova 6 (257), 1-6.

VERITY, R. 1953: Le farfalle diurne d'Italia. - Firenze.

Anschrift des Verfassers: Josef J. DE FREINA Eduard-Schmid-Straße 10 W-8000 München 90